Beiträge

zur

Entwickelungsgeschichte der Phyllokladien

Inaugural-Dissertation

der Hohen philosophischen Fakultät

der Universität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

von

Adolf Schulz

aus

Callehne, Kreis Osterburg.

Mit 20 Abbildungen.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Rostock.
Carl Hinstorffs Buchdruckerei.
1898.

Ref.: Herr Prof. Dr. Falkenberg.

Seinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552726_0143

Das merkwürdige Auftreten blattartiger Seitensprosse, die auch die Funktion der Laubblätter übernehmen, während die Blätter, in deren Achseln diese Seitenverzweigungen entstehen, schon sehr früh ihr Wachstum aufgeben und an der ausgewachsenen Pflanze nur noch als kleine, abgestorbene Gebilde zu sehen sind, hat bereits ziemlich früh die Aufmerksamkeit einzelner Botaniker auf sich gezogen. Turpin deutete zuerst diese Organe als blattartige Zweige. De Candolle, St. Hilaire und Martius (der die Bezeichnung Kladodium einführte, wofür jetzt Phyllokladium allgemein gebräuchlich ist) stimmten dieser Deutung bei. Dagegen betrachteten Nees v. Esenbeck und Koch diese Bildungen nicht als einfache, sondern als zusammengesetzte Organe, jedes „Kladodium" als einen Zweig, der mit einem Blatte bis zur Mitte von diesem verwachsen ist, wo er dann endet, indem er oft Blüten trägt. Ähnliche Verhältnisse suchten später Duval

Jouve[1] und van Tieghem[2] nachzuweisen, worauf ich später noch eingehender zurückkommen werde. Einer genaueren Untersuchung wurden dann noch die Phyllokladien unterzogen von Schacht[3] und Askenasy[4], welche sich beide der jetzt allgemein anerkannten Ansicht anschlossen, dass die Phyllokladien als richtige, veränderte Zweige aufzufassen seien.

Bei Querschnitten durch den unteren Teil eines Phyllokladiums von Ruscus Hypoglossum oder von Ruscus aculeatus fällt es auf, dass in der Mitte mehrere Gefässbündel streng cyklisch geordnet mit Rücksicht auf das Centrum wie im Centralcylinder des Hauptsprosses zusammengelagert sind. Die Frage, wie diese eigentümlichen Verhältnisse entstanden seien, sowie die immer noch nicht ganz aufgeklärte Entwickelungsgeschichte der Phyllokladien gaben Veranlassung zu dieser Arbeit, für die im botanischen Institut zu Rostock in der Zeit von Januar 1897 bis August 1897 Untersuchungen vorgenommen wurden an Danae racemosa Mönch, Ruscus aculeatus L., Ruscus Hypoglossum L. und Asparagus officinalis L.

In Bezug auf das Zustandekommen der centralcylinderartig in der Mitte der Phyllokladien zusammen-

---

[1]) Etude histotaxique des cladodes de Rusc. acul. Bulletin de la société botanique de France 1877, Tome 4 p. 143—148.

[2]) Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des Danae, Ruscus et Semele. Bulletin de la société botanique de France Tome VI. 1834 p. 82—90.

[3]) Beitrag zur Entwickelungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. Flora 1853 p. 457 ff.

[4]) Botanisch-morphologische Studien. Habilitationsschrift. Frankfurt a. M. 1876.

gelagerten Gefässbündel, wobei nur Danae racemosa und die beiden Ruscus-Arten in Frage kommen, waren die Resultate für alle drei übereinstimmend. Bei den jüngsten Phyllokladien, bei Ruscus aculeatus und Ruscus Hypoglossum bis zur Anlage eines seitlichen Höckers, zeigt sich nichts von Gewebe-Differenzierung; das ganze Gebilde besteht aus gleichförmigen Zellen. Wie sich bei meinen Beobachtungen ergab, treten bei den normal angelegten Seitensprossen sehr früh Form- und Wachstumveränderungen auf. Bei den älteren Phyllokladien von Ruscus lässt in dem Teil oberhalb der Blüte nichts auf eine früher vorhandene Differenzierung von Plerom und Periblem schliessen. Das Auftreten einer Gewebe-Differenzierung, wie sie sich bei einem normal sich weiter entwickelnden Seitenspross bald zeigt, ist deshalb von vornherein nicht anzunehmen. Erst später, wenn die Phyllokladien von Danae oben etwas zugespitzt erscheinen, bemerkt man im unteren Teil derselben etwas von Procambiumsträngen. An der Basis etwas älterer Gebilde sieht man bei einem Querschnitt und einem medianen Längsschnitt, entsprechend den Verhältnissen, wie sie sich bei einem ausgewachsenen Exemplar zeigen, viele Procambiumstränge neben einander. Bei den beiden Ruscus-Arten sind erst nach Anlage der Blüte bei den fertilen Phyllokladien Procambiumstränge zu bemerken, bei jüngeren nur in dem unterhalb der Blüte befindlichen Teil, bei älteren auch im oberen Teil. In die Blütenanlage verlaufende Procambiumstränge konnte ich bei jugendlichen Phyllokladien nirgends bemerken. Die

Scheiden der Gefässbündel, durch welche in dem unteren Teil der älteren Phyllokladien bei den drei Pflanzen die in der Mitte zu einem Komplex zusammengelagerten Gefässbündel mit einander verbunden sind, treten selbstverständlich erst später hervor, so dass bei jugendlichen Phyllokladien überall nur von Procambiumsträngen innerhalb eines Gewebes, das aus gleichförmigen Zellen besteht, die Rede sein kann.

Um für entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Teile der Sprosse zu einander in verschiedenen Altersstufen beobachten zu können, sind unbedingt Mikrotomschnitte bei gut fixiertem Material erforderlich, da auf andere Weise immer Verschiebung der einzelnen Teile eintreten würde. Nach den so von mir hergestellten und geeignet präparierten Schnitten und sonstigen Beobachtungen werde ich versuchen die Entwickelungsgeschichte der genannten Asparagoideen einzeln zu beschreiben und sie später in Bezug auf ihre gemeinschaftlichen Züge zu vergleichen.

Danae racemosa Mönch.

Der kräftige Wurzelstock von Danae racemosa besteht aus den unteren Teilen der Stengel, die sich alljährlich über die Erde erheben. Die Reste von schuppigen Blättern, mit denen das Rhizom besetzt ist, gehören diesen Stengeln an. Die Pflanze perenniert durch Knospen, die sich in den Achseln der unterirdischen Blätter bilden und sich dann im nächsten

Jahre entfalten. Die Blüten stehen an den Enden der primären Verzweigungen. Die Phyllokladien sind immer ungegliederte, nackte Gebilde.

Die Triebe treten denen des Spargels ähnlich aus dem Boden heraus. Die unteren lanzetförmigen Blätter haben eine ziemliche Grösse erreicht, wenn sie aus der Erde heraustreten. Sie färben sich dann bald grün, assimilieren und ähneln äusserlich den scheidigen Blättern vieler anderer Monocotyledonen. Nach Askenasy's Beobachtungen bilden sich nach diesen Blättern zuweilen einige Blätter mit langem Stiel und eiförmiger, grüner Spreite[1] aus, die etwa wie Blätter von Convallaria aussehen. Weiter oben bleibt der Stengel zunächst eine Strecke blattlos. Dann zeigen sich wieder kleinere Blätter, die zeitig abfallen, und in deren Achseln sich die Nebenachsen entwickeln, welche die Phyllokladien tragen.

Wenn die Triebe bei unseren im Freien gehaltenen Pflanzen ungefähr im Februar aus der Erde hervortreten, sind schon sämtliche Organe in der ihnen später zukommenden Gestalt vorgebildet. Die Seitensprosse, (Figur 1 und 2) die fast gleichzeitig mit ihren Tragblättern angelegt werden, sind an Grösse von diesen Blättern

---

[1]) Ähnliche Blätter sah Dickson (On the occurrence of foliage-leaves in Ruscus (Semele) androgyn.; with some structural and morphological observations. (Tr. Edinb. Vol. XVI. Part. 1. 1885, with 3 pl. — Ref. Bot. C. 1887. Nr. 6. p. 168—170.) bei einem an normalem Wachstum gehinderten Exemplar von Semele androgyna, die ebenfalls aus dem Rhizom entsprossen waren, während der Stengel Phyllokladien trug. Die Laubblätter hatten konvolutive Knospenlage, ausgeprägte Mittelrippen und Spaltöffnungen nur auf der Unterseite.

bald weit überragt. Letztere wachsen über die ganze Anlage hinaus, legen sich an die Niederblätter, die sich oben fest übereinander legen, und bilden mit ihnen zusammen eine feste Hülle für das jugendliche Gebilde. An den ersten Seitensprossen werden dann wie vorher am Hauptspross in ganz normaler Weise seitlich Blätter und in deren Achseln Seitensprosse angelegt. Diese Blätter wachsen zunächst etwas über ihre Achsel-Organe hinaus, für die nach einigem Wachsen äusserst beengte Verhältnisse entstehen. Es finden sich unter einer festen Hülle gewissermassen Achsenorgane zwischen Blattorganen eingeklemmt. Längsschnitte und Querschnitte (Figur 3 und 4) durch Sprosse in einer Altersstufe, wo die Blüten schon vorgebildet sind, und der Spross kaum mit seiner Spitze über die Erde hervorgetreten ist, illustrieren deutlich die gedrängten Verhältnisse, die zu Stande gekommen sind, ohne dass die Tragblätter der Phyllokladien weit über diese hinausgewachsen sind und sich der gemeinsamen, durch die Niederblätter und Tragblätter der primären Verzweigungen gebildeten Hülle angeschlossen haben. Man sieht ein junges Phyllokladium eingeschlossen von zwei Blättern, dem eigenen Tragblatt und dem des nächsthöheren Phyllokladiums. Hierzu tritt das über das ganze Gebilde hinausgewachsene Tragblatt der primären Verzweigung. Der Umstand, dass ein tieferer Seitenspross immer drückend gegen einen höheren gelegt ist, und die dicke und feste Hülle von über einander gelegten Niederblättern, die durch die Tragblätter der Seitensprosse verstärkt ist, tragen zu so beengten Verhältnissen bei, dass der

ganze Raum innerhalb der fest geschlossenen Hülle ausgefüllt erscheint. Die ursprünglich oben abgerundeten sekundären Seitensprosse werden bei ihrem Weiterwachsen flach und nach oben zugespitzt, erhalten so schon unter der Erde blattartige Gestalt und werden als Phyllokladien vorgebildet. Alle Blattorgane gehen bald nach dem Hervortreten des Sprosses an das Tageslicht zu Grunde und sind später nur noch als kleine, trockenhäutige Schuppen am Grunde der Seitenverzweigungen und der Phyllokladien zu bemerken. Die Phyllokladien, die zur Zeit des Hervortretens aus der Erde zwischen Blättern, denen sie ungefähr gleichgestaltet sind, liegen, wachsen weiter, werden derbe, blattartige Gebilde und übernehmen die Thätigkeit der Assimilation. Das Wachstum der Blätter durch Zellenvermehrung wird allem Anschein nach schon sehr früh unter der Erde eingestellt, und bei den Phyllokladien werden relativ früh, wenn sie sich oben zugespitzt haben, neue Zellen an der Spitze nicht mehr gebildet, sondern sie wachsen weiter nach Art der Phanerogamen-Blätter.

Bei Danae racemosa fand ich die primären, die Phyllokladien tragenden Seitenverzweigungen auf dreierlei verschiedene Weisen endigend, entweder mit einer terminalen Blüte, unterhalb deren sich gewöhnlich noch zwei andere an gegenüberliegenden Seiten befanden, oder mit einem Spitzen-Phyllokladium, oder schliesslich in den meisten Fällen blind endend, oben noch in der Achsel eines Blattes ein Phyllokladium tragend. Eigentümlicher Weise fand ich bei meinen Schnitten von

einer Pflanze, die während des Winters im Garten gewesen war, im jugendlichen Alter überaus oft Blüten, während die später sich entwickelnden Sprosse überhaupt keine Blüten zur Ausbildung brachten. Bei einem anderen, älteren Exemplar dagegen, das sich im Kalthause befand, kamen an den jungen Trieben Blüten zur Entwickelung. Es ist wohl anzunehmen, dass im ersteren Falle die angelegten terminalen Blütenstände in Folge von Temperaturverhältnissen frühzeitig verkümmert und abgefallen sind.

Nur ein einziges Mal konnte ich ein Spitzen-Phyllokladium beobachten (Figur 6), das nicht in der Achsel eines Blattes stand und in direkter Verlängerung der Hauptachse nach oben verlief. In Bezug auf die Gestalt unterschied es sich dadurch von den anderen Phyllokladien, dass es viel schmaler und spitzer war als diese.

Wie der dritte Fall, dass die Seitenverzweigungen ohne Blüte oder Spitzen-Phyllokladium abgeschlossen werden, zu Stande kommt, zeigt Figur 5. Wir sehen zwischen zwei Phyllokladien, die aus der Achsel eines Blattes je hervorgegangen sind, einen abgerundeten Höcker, den verkümmerten Vegetationspunkt. In Anbetracht der Grössenverhältnisse der zunächst stehenden Phyllokladien, verglichen mit denjenigen in anderen Alters-Stadien, und der Verhältnisse bei der ausgewachsenen Pflanze ist ein Weiterwachsen hier nicht denkbar. Der bei Danae am häufigsten vorkommende Fall von Endigungen eines primären Seitensprosses, dass die

Achse blind endet in Folge von Verkümmerung des Vegetationspunktes, hat somit sicher seine Erklärung gefunden.

In den älteren Phyllokladien von Danae racemosa, die durch Drehung der Basis während des Wachsens eine der ursprünglichen entgegengesetzte Orientierung erhalten, verlaufen die Gefässbündel einzeln. Gegen die Basis legen sie sich allmählich zusammen und drehen sich so dabei, dass ihr Siebteil der Peripherie zugekehrt wird, ohne aber inneres parenchymatisches Gewebe einzuschliessen. Der Umriss der so vereinigten Bündel, der zunächst elliptisch ist, wird nach unten mehr und mehr kreisförmig und so vereinigt sich dieser Komplex von Gefässbündeln mit dem Centralcylinder des betreffenden Sprosses, bei einem entsprechenden Querschnitt diesem durchaus ähnlich erscheinend.

Ruscus aculeatus L.

Bei Ruscus aculeatus stehen die Phyllokladien an den primären Seitensprossen und am obersten Teil des Hauptsprosses. Die Blüten stehen in der Achsel von kleinen, schuppenförmigen Blättern gewöhnlich auf der Oberseite von Phyllokladien, seltener auf deren Unterseite. Der Hauptspross und die primären Verzweigungen mit Ausnahme der Phyllokladien am Hauptspross laufen in der Regel in ein Phyllokladium aus, das nicht in der Achsel eines Blattes entsteht. Die älteren Phyllokladien sind immer dornenartig nach oben zugespitzt

und so gestellt, dass sie dem Sprosse, an dem sie stehen, die scharfe Kante zuwenden, wozu sich ihr unterster Teil entsprechend gedreht hat. Die Drehungsrichtung ist nicht konstant. Den hierdurch herbeigeführten Richtungsverhältnissen zum Licht entsprechend tragen auch die Phyllokladien auf beiden Seiten anscheinend gleich viele Spaltöffnungen.

Im Anfang des Jahres findet man an dem Rhizom derbe Niederblätter, die sich fest über einander legen und unter deren Schutz sich die Sprosse angelegt finden. Unter diesen deckenden Niederblättern sind neben einem grösseren Spross schon nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin jüngere Sprosse angelegt, meistens auf jeder Seite einer, mitunter auf einer Seite zwei über einander. Von den jüngeren Sprossen kann man in diesem Zustande nur Niederblätter erkennen. Sie können noch im Herbst desselben Jahres zur weiteren Entwickelung kommen. Der grössere mittlere Spross wächst dann heran, bleibt oberhalb der Niederblätter eine kurze Strecke blattlos und entwickelt darauf wieder Blätter und in deren Achseln die ersten Seitenverzweigungen. (Figur 8–10). Letztere Blätter wachsen schnell über den Scheitel des Hauptsprosses hinaus und verstärken sich an die Niederblätter anlegend die Hülle desselben. An den Seitenachsen wiederholt sich dann derselbe Vorgang, wie er eben bei dem Hauptspross beschrieben ist: es werden von ihnen wieder Blätter und in deren Achseln gleich darauf Seitensprosse angelegt. Diese Blätter wachsen wieder schnell weit über die jungen Seitensprosse in ihren Achseln hinaus und letztere, die

zunächst oben abgerundet erscheinen, werden so allseitig von Blättern eingeschlossen. Eine primäre Verzweigung legt sich an die andere. Oben schliessen sich über einander ihre Tragblätter, angelegt an die derben Niederblätter, unter denen zu gewisser Zeit der ganze Raum ausgefüllt zu sein scheint. Nachdem dann das ganze Gebilde etwas gewachsen ist und die Blätter ein wenig auseinander getreten sind, entsteht seitlich ein Höcker an dem sekundären Seitenspross nach innen, das Tragblatt der Blüte, das schnell über den Spross hinaus wächst, und in dessen Achsel sich schon bald nach seiner Anlage die Blüte angelegt findet. Inzwischen wächst auch der sekundäre Spross und wird dabei mehr und mehr flach und nach oben zugespitzt, nimmt also im Grossen und Ganzen die ihm später zukommende Blattgestalt an; damit wird er zum Phyllokladium. Zu der Zeit, wo das Phyllokladium seine definitive Form soeben angenommen hat, wird es wieder eingeschlossen von den unteren Teilen der Blätter wie früher und dem Stützblatt der Blüte, das jetzt hinzugetreten ist. (Figur 11). Letzteres ist schnell über sein Mutterorgan hinausgewachsen und hat sich über dasselbe gelegt, gleichsam als sei es neben dem Schutze der jungen Blüte seine Aufgabe, das junge Phyllokladium eine Zeit lang zu decken. Die obersten primären Seitensprosse werden unter denselben Umständen wie die sekundären zu Phyllokladien und auch der Scheitel des Hauptsprosses und die Spitzen der primären Seitensprosse gehen aus abgerundeter in oben etwas zugespitzte Form über. (Figur 12). Sie befinden sich zu gewisser

Zeit zwischen schon flach gewordenen Zweigen und nehmen selbst deren Form an, jetzt ebenfalls allseitig eingeschlossen. Bei den so vorgebildeten Phyllokladien wird dann die Zellvermehrung an der Spitze eingestellt, während interkalar noch Zellen neugebildet werden. So haben jetzt alle Teile des jugendlichen Sprosses schon unter der Erde die ihnen im ausgewachsenen Zustande zukommende Gestalt im Grossen und Ganzen angenommen, wobei aber die Achsen-Organe von den jetzt an Grösse weit überlegenen Blattorganen noch fest umhüllt werden. Wenn der Spross aus der Erde hervorgetreten ist, ändern sich diese Verhältnisse. Die Blätter werden von den ihnen ähnlich gestalteten Phyllokladien an Grösse überholt und verkümmern. Bei der ausgewachsenen Pflanze hat das Blüten tragende Phyllokladium allein die Funktion der assimilatorischen Thätigkeit, wozu es schon vorgebildet erschien, bevor der Spross aus der Erde hervortrat. Das ebenfalls für diese Funktion vorgebildete Blatt stirbt bald ab und ist nachher nur noch als häutige Schuppe zu sehen. Man kann sagen, dass hier, wo für dieselbe Funktion zwei Glieder neben einander vorgebildet sind, bei der Konkurrenz das Achsenorgan sich stärker erweist als das Blattorgan. Ersteres trägt auch die Fortpflanzungsorgane, welche schon angelegt waren, bevor der Spross blattartige Gestalt erhielt, und welche zur Entwickelung zu bringen, die Pflanze aus inneren Gründen bestrebt ist. (Figur 7).

Eine interessante Anomalie konnte ich bei einem ausgewachsenen Spitzen-Phyllokladium von Ruscus

aculeatus beobachten. Dasselbe war dreikantig geflügelt und an der Spitze geteilt[1]. Der eine seitliche und der mittlere Flügel zogen sich bis zur Ansatzstelle des zweiten nach unten gelegenen Phyllokladiums am Stengel herab. Dreikantig geflügelte und oben geteilte Spitzen-Phyllokladien, bei denen die Flügel nicht wie bei den oben beschriebenen noch weiter am Stengel hinabliefen, waren bei der Pflanze unseres Gartens sehr häufig.

Bei einer primären Verzweigung fand ich den Stengel flügelartig verbreitert, (Figur 13) direkt mit seinen Verbreiterungen übergehend in ein Phyllokladium, an dessen Basis sich ein Blatt befand, und dem gegenüber ein anderes, aus der Achsel eines Blattes hervorgegangenes Phyllokladium stand. Hiermit schloss die Verzweigung ab, endete also blind und nicht, wie es sonst Regel ist, mit einem Spitzen-Phyllokladium, das nicht in der Achsel eines Blattes steht. Es ist anzunehmen, dass diese Verhältnisse durch vorzeitige Verkümmerung des Vegetationspunktes zu Stande gekommen sind.

Ruscus Hypoglossum L.

An dem Rhizom von Ruscus Hypoglossum finden sich im Frühjahr unter der Erde neben einem grösseren Spross in den Achseln seiner Niederblätter neue Sprosse angelegt, die erst zur weiteren Entwickelung gelangen, wenn der grössere Spross schon ausgewachsen ist. So

[1]) In ähnlicher Weise geteilt fand Schacht häufiger die Spitzen-Phyllokladien von Ruscus Hypoglossum.

finden sich gewöhnlich neben einem älteren Sprosse nach entgegengesetzten Richtungen zwei ganz junge Anlagen, mitunter auf einer Seite zwei über einander, an denen zunächst nur Niederblätter zu erkennen sind. Der ältere Spross wächst im Anfang des Februar über die Erdoberfläche empor. Im August, wenn er ziemlich seine definitive Grösse erreicht hatte, konnte ich die beiden kleineren Sprosse neben ihm so weit entwickelt sehen, dass sie noch im Verlauf des Sommers aus der Erde emporwachsen mussten. Wie im Frühjahr neben den älteren Sprossen waren jetzt neben diesen wieder jüngere Anlagen sichtbar, die im nächsten Jahre zur weiteren Entwickelung gelangen. Die meisten vegetativen Sprosse wuchsen bei unserem Freilandexemplar im Frühjahr empor, vereinzelte im späteren Verlauf des Jahres. Ungefähr ein Jahr vor ihrem Hervortreten aus der Erde werden die Sprosse am Rhizom angelegt.

Die Seitenverzweigungen des Hauptsprosses werden bei Ruscus Hypoglossum alle zu Phyllokladien umgebildet, auf deren Ober- oder Unterseite, meistens in der Mediane, die Blüten zur Entwickelung kommen. Nach oben fand ich die Sprosse stets endigend mit einem sterilen Spitzen-Phyllokladium, das nicht in der Achsel eines Blattes stand.

Die untersten Blätter, in deren Achseln Phyllokladien entstehen, bleiben auf gleicher Höhe; man findet für gewöhnlich einen Kreis von drei oder vier Blättern um den walzenförmigen Stamm. Die folgenden Blätter stehen gewöhnlich einzeln in spiraliger Anordnung, bisweilen bleiben noch zwei Blätter auf gleicher Höhe.

An den Anlagen von vegetativen Sprossen, die sich im Anfang des Jahres an dem kriechenden Wurzelstock finden, werden zunächst Niederblätter gebildet, die sich fest über einander legen und ziemlich derb ausgebildet eine kräftige Hülle für den jungen Spross bilden. Oberhalb dieser Niederblätter, die später lanzettförmig aus dem Boden treten und sich im Lichte grün färben, werden dann sehr früh, wenn das ganze Gebilde sich etwa erbsengross über dem Rhizom erhebt, andere Blätter angelegt, die nicht so gross werden wie die ersten, und in deren Achseln sich sofort Seitenachsen in normaler Weise zu entwickeln beginnen. Die oberen Blätter wachsen über den Scheitel des Sprosses hinaus, legen sich über demselben über einander und schliessen sich als Hüllblätter den Niederblättern an. So viel es jeweilig der Raum im Innern der Knospe gestattet, wächst die Seitenverzweigung in der Achsel dann heran, (Fig. 14—17) wird dabei flach und legt bald an einer flachen Seite ein Blatt an, in dessen Achsel gleich darauf die Bildung einer Blüte beginnt. Der ursprünglich abgerundete Scheitel dieser Nebenachse wird inzwischen etwas zugespitzt und es ist somit schon sehr früh ein Gebilde entstanden, das blattähnlich gestaltet ist, aber Blatt und Blüte seitlich entwickelt hat und in der Achsel eines Blattes steht, ein „Phyllokladium." Zellvermehrung an der Spitze wird nun eingestellt. Die Seitenachse, die sich zuerst in normaler Weise weiter entwickelt hat wie eine später weiterwachsende Seitenachse, wächst nun weiter wie ein Blatt, dessen Form es angenommen hat. Die Gefässbündelanordnung in

einem ausgewachsenen Phyllokladium, im unteren Teil zu Komplexen, dem Centralcylinder des Stengels ähnlich, zusammengelagerte Bündel, im oberen Teil genau wie in vielen Blättern einzeln verlaufende Bündel, entspricht ganz diesem veränderten Wachstum. Der Scheitel des Sprosses breitet sich inzwischen auch flächenartig aus und wird nach oben zugespitzt, nimmt also blattartige Form an; die Zellvermehrung an der Spitze wird eingestellt und es tritt ähnliches Wachstum wie bei einem Blatte ein. Wie die anderen Phyllokladien jetzt von Blättern eingehüllt werden, wird dieses Spitzen-Phyllokladium von Phyllokladien eingehüllt. Mit seiner Spitze stösst es direkt gegen die starke Hülle von Niederblättern. Das Stützblatt der Blüte wächst nur wenig über die Blüte hinaus und bildet nur für diese eine Hülle. Geeignete Längs- und Querschnitte zeigen, dass, so lange der Spross sich unter der Erde befindet, der ganze Raum unter der festen Hülle durchaus ausgefüllt zu sein scheint. Wenn der Spross aus der Erde hervorgetreten ist, treten veränderte Wachstumsverhältnisse ein: Die Phyllokladien wachsen über ihre Tragblätter hinaus und werden grün, letztere stellen ihr Wachstum ein und verkümmern. Nur die unter der Erde sehr kleinen Blütenstützblätter wachsen mit den Phyllokladien heran, erhalten wie diese lederartiges Aussehen und werden grün.

Bemerkenswerte Anomalien konnte ich bei unserer Pflanze fast überall bei den in einem Kreise um den Stamm stehenden untersten Phyllokladien beobachten. Wie die Figuren 18—20 zeigen, fanden sich bei zweien derselben auf

den einander zugekehrten Rändern bis zur Mediane verlaufende Einbuchtungen, welchen Verhältnissen sich der Gefässbündelverlauf angepasst hatte. Am Ende des unteren Randes dieser Einbuchtung fand sich in verlängerter Richtung des Randes verlaufend das Stützblatt der Blüte und in dessen Achsel die Blüte, welche also in diesem Ausnahmefalle ihre Stellung am Rande des Phyllokladiums hatte. In anderen Fällen fand ich die Einbuchtung weniger tief in das Phyllokladium hineingehend. Gewöhnlich fanden sich diese Verhältnisse nur bei einem der in einem Kreise stehenden Phyllokladien.

In Bezug auf die inneren Struktur-Verhältnisse in den älteren Phyllokladien von Ruscus Hypoglossum fand ich einige Angaben in früheren Abhandlungen nicht bestätigt. Duval-Jouve giebt an, dass ein Schnitt oberhalb der Blüte den gewöhnlichen Blattbau und die Medianrippe zu einem einzigen Gefässstrang reduziert zeige. Bei den von mir untersuchten Objekten traf das nicht zu, sondern ich fand auch oberhalb der Blüte noch vereinigte Gefässbündel, die dann, wie auch aus Falkenberg's[1] Arbeit hierüber hervorgeht, genau so nach oben auseinander treten wie diejenigen eines sterilen Phyllokladiums, deren Medianrippe nicht, wie Duval-Jouve berichtet, einfach in ihrer ganzen Ausdehnung ist, sondern unten von gleicher Beschaffenheit wie die der fertilen. Ebenso bestätigte sich nach meinen Untersuchungen die Angabe van Tieghem's nicht,

[1]) Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart. 1876.

dass, nachdem sich oberhalb der Blüte der Bündelcylinder derart geöffnet habe, dass sich die sämtlichen Bündel in der Ebene des Phyllokladiums ausbreiten, um divergierend die ganze Lamina zu durchziehen, die Bündel während ihres ganzen weiteren Verlaufs gleiche Orientierung zeigen, das Phloëm nach oben, das Xylem nach unten. Neben Bündeln mit dem Xylem nach oben fand ich oft solche, bei denen es sich unten befand. Ferner finden sich nach van Tieghem in dem in der Mediane verlaufenden „Centralcylinder" zwei bis drei konzentrische Kreise von Bündeln, die ihr Xylem gegen das Centrum richten. Übereinstimmend mit Falkenberg's Angaben fand ich im unteren Teil des fertilen Phyllokladiums nur einen Kreis von Fibrovasalsträngen und innerhalb desselben mitunter einzelne Stränge, kurz unterhalb der Blüte im Innern eines peripherischen Kreises von Bündeln mehrere zusammengelagert.

Asparagus officinalis L.

Der vegetative Spross des Spargels tritt im Frühjahr aus dem Boden heraus. Die äussersten Verzweigungen werden angelegt, wenn der Spross eine Höhe von ungefähr 30 cm über der Erde erreicht hat. Im ausgewachsenen Zustande zeigt Asparagus officinalis sehr reichliche Verzweigung. In den Achseln der kleinen schuppenförmigen Blätter stehen entweder verlängerte Zweige neben nadelförmigen, linealischen Phyllo-

kladien, oder neben den verlängerten Zweigen gestielte Blüten und Phyllokladien, meistens symmetrisch angeordnet, so dass in der Mitte der Zweig, zu dessen beiden Seiten ein Phyllokladium und zu äusserst auf jeder Seite eine gestielte Blüte steht, oder schliesslich büschelförmig neben einander mehrere nadelförmige Phyllokladien. Diese Zweigbüschel, welche also in den Achseln von schuppenförmigen Blättern stehen, bilden, wie Wydler[1] zeigte, Doppelwickel mit gestauchter Scheinachse; diesen Doppelwickeln gehören auch die Blütenstiele als basiläre Seitenprodukte an, resp. als die ersten Seitenzweige, während der Mitteltrieb im Stande ist sich weiter zu entwickeln.

An den aus der Erde hervorgetretenen Sprossen werden am Scheitel seitlich die Blätter und gleich nach ihnen in ihren Achseln Seitensprosse angelegt. An letzteren wiederholt sich bald darauf derselbe Vorgang wie am Scheitel des ganzen Sprosses. Bei Längsschnitten durch Sprosse in dem betreffenden Alters-Stadium tritt deutlich hervor, wie geringer Raum für die sich entwickelnden Zweige geboten wird. Äusserst reichliche Verzweigungen folgen sehr schnell auf einander. Die mit den Achsenorganen in ihren Achseln fast gleichzeitig angelegten Blätter, die an ihrer Basis höckerartig angeschwollen erscheinen, wachsen schnell über ihre Achselorgane hinaus und legen sich nach oben zusammen, die von Zweigen einer jüngeren Ordnung sich immer an die einer älteren anlegend. Derartig beengt bleiben

[1]) Flora 1845, S. 470. Taf. 4, Fig. 6 und: „Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen" S. 108.

die Verhältnisse bis die Blätter aus einander treten zu einer Zeit, wo alle Organe ihre definitive Form angenommen haben, die Blüten mit allen ihren Teilen angelegt sind und die Phyllokladienäste oben spitz geworden sind und am Scheitel die Zellvermehrung eingestellt haben. Nach ihrem Auseinandertreten werden die Blätter trockenhäutig, während die Achsen-Organe weiterwachsen und grün werden.

Vergleichende Betrachtungen über die Entwickelung der Phyllokladien bei Danae racemosa, Ruscus aculeatus, Ruscus Hypoglossum und Asparagus officinalis.

Bei Danae racemosa, Ruscus aculeatus und Ruscus Hypoglossum werden im Anfang des Jahres, meistens ein Jahr vor ihrem Hervortreten aus der Erde, neben den jetzt auswachsenden Sprossen neue Sprosse angelegt. Unter der Erde schon, wenn die Sprosse noch sehr kleine Gebilde sind, erhalten alle Teile derselben ihre definitive Gestalt und wird überall das Spitzen-Wachstum durch Zellvermehrung eingestellt. Bis zu der Zeit, wo das Phyllokladium als solches seine Gestalt erhalten hat, herrschen bei allen dreien für den jungen Spross äusserst gedrängte Verhältnisse. Derbe Niederblätter legen sich über dem jugendlichen Gebilde fest über einander An diese legen sich die Blätter an, in deren Achseln sich Seitensprosse entwickeln. Diese Blätter, deren Achselsprosse bei Ruscus Hypoglossum zu Phyllokladien werden während sie bei Danae racemosa wieder Blätter und später zu Phyllokladien sich umbildende Seitensprosse

entwickeln, wachsen nach ihrer Anlage sehr schnell zu den beschriebenen Lage-Verhältnissen heran. Bei Ruscus aculeatus wachsen auch die an den primären Verzweigungen entstehenden Blätter schnell über den Scheitel des ganzen Sprosses hinaus und legen sich an die von Niederblättern und Tragblättern der primären Verzweigungen gebildete Hülle. Bei Danae racemosa wachsen dagegen die Blätter an den primären Verzweigungen nicht weit über die jungen Phyllokladien in ihren Achseln hinaus. Unter einer starken Hülle von Blättern allseitig eingeschlossen findet sich so der normal angelegte Zweig, der mit seinem Tragblatt fast gleichzeitig angelegt im Vergleich zu letzterem langsam wächst und dabei allmählich flache, nach oben zugespitzte Form annimmt und Zellvermehrung an der Spitze einstellt. Bei den beiden Ruscus-Arten haben die so gestaltlich und in Bezug auf ihr Wachstum veränderten Zweige inzwischen oft noch seitlich ein Blatt und in dessen Achsel eine Blüte entwickelt, während die Phyllokladien von Danae ungegliedert geblieben sind. Bei letzterer stehen die Blüten an den Enden der Zweige, meistens zwei seitlich zu dem Stengel genau so gestellt wie die Phyllokladien, eine terminal den Zweig abschliessend. Bei sterilen Zweigen von Danae wird entweder der Vegetationspunkt an der Spitze unterdrückt, so dass aus einer Blattachsel hervorgegangene Phyllokladien den Zweig abschliessen, oder er wächst zu einem Spitzen-Phyllokladium aus. Bei Ruscus aculeatus und Ruscus Hypoglossum werden die Sprosse in der Regel nach oben durch Spitzen-Phyllokladien abgeschlossen, die unter

ebenso engen Verhältnissen wie die anderen Phyllokladien ihre flache, nach oben zugespitzte Gestalt annehmen, statt von Blättern zu dieser Zeit umschlossen von Phyllokladien. Bei Ruscus aculeatus und Ruscus Hypoglossum ist das Spitzen-Phyllokladium mitunter oben geteilt, bei Ruscus aculeatus oft dreikantig geflügelt, gewöhnlich aber bei beiden von gleicher Gestalt wie andere Phyllokladien; das von mir ein einziges Mal bei Danae gefundene Spitzen-Phyllokladium unterschied sich dadurch von den anderen Phyllokladien, dass es weit schmaler und spitzer war als diese. Nach Anlage der Blüte wachsen bei Ruscus aculeatus, bei dem ebenso wie bei Ruscus Hypoglossum die Blüten seitlich am Phyllokladium in der Achsel eines Blattes entstehen, die Stützblätter der Blüten weit über die Phyllokladien hinaus und bedecken diese, nachdem in Folge von Auseinandertreten der Blätter über den Phyllokladien ein freier Raum entstanden war. Bei Ruscus Hypoglossum überragt dagegen das Blüten-Stützblatt die Blüte jederzeit nur um Weniges und bildet nur für diese eine Hülle. Die Verhältnisse liegen hier anders als bei Ruscus aculeatus; nach Anlage der Blüte treten hier die Blätter nicht wie dort aus einander, so dass die Spitze des Phyllokladiums zeitweise freigelegt sein könnte, sondern bis zum Hervortreten aus der Erde werden hier alle Achsenorgane von den Phyllokladien tragenden Blättern fest eingehüllt. Wahrscheinlich ist hierin der Grund zu suchen für das verschiedene Verhalten der Blüten-Stützblätter beider Pflanzen in Bezug auf ihr erstes Weiterwachsen. Im späteren Verlauf wächst

aber das Stützblatt bei Ruscus Hypoglossum mit dem Phyllokladium heran,[1] erhält wie dieses lederartiges Aussehen und wird grün, während das zu bestimmter Zeit das Phyllokladium weit überragende Blüten-Stützblatt von Ruscus aculeatus im späteren Leben sein Wachstum bald einstellt, trockenhäutig wird und abstirbt. Nachdem in der Erde bei den drei Pflanzen alle Organe ihre endgiltige Gestalt erhalten haben, verändern sich über der Erde die Grössenverhältnisse der Organe zu einander: die Phyllokladien wachsen heran, die Blätter stellen mit Ausnahme der Blüten-Stützblätter bei Ruscus Hypoglossum ihr Wachstum ein und sind als häutige Schuppen bei der ausgewachsenen Pflanze zu erkennen.

Anders ist die Entwickelung bei dem noch weit mehr als Ruscus aculeatus verzweigten Asparagus officinalis. Erst oberhalb der Erde werden bei diesem die letzten Verzweigungen angelegt. Für die in den Blattachseln angelegten verästelten Achsenorgane, deren mittlerer Ast oft weiterwächst und sich wieder verzweigt, und deren äusserste Seiten Äste mit Blüten abschliessen können, finden sich aber durch die weitgehende Verzweigung und dadurch, dass die vielen, das ganze jugendliche Gebilde zunächst überwachsenden Blätter sich über einander legen, dieselben gedrängten Verhältnisse wie bei Danae und den beiden Ruscus-

---

[1]) Weit grösser noch als bei Ruscus Hypoglossum werden die Blüten-Stützblätter bei Ruscus Hypophyllum, bei dem sich übrigens ungefähr dieselben Verhältnisse finden wie bei Ruscus Hypoglossum.

Arten. Wenn die Phyllokladien ihr Spitzenwachstum eingestellt haben, treten hier wie dort veränderte Wachstumsverhältnisse ein: Die Achsen-Organe wachsen weiter und werden grün, die Blätter sterben ab und werden trockenhäutig. Man kann sich auch die Phyllokladien-Büschel von Asparagus zu den Phyllokladien von Danae und Ruscus, die sich allerdings unter ganz anderen äusseren Verhältnissen entwickeln, in ähnlichem Verhältnis stehend denken wie zusammengesetzte Blätter zu einfachen. Einen Übergang von den Verhältnissen bei Asparagus zu denen bei Ruscus und Danae würde die Gattung Myrsiphyllum vermitteln können, das, sonst sich wie Asparagus verhaltend, flache, blattartige Phyllokladien, denen von Danae ähnlich, entwickelt.

Alle verschiedenen Ansichten über die Art der Phyllokladien sind hervorgerufen durch die eigenartigen und für Missdeutungen verführerischen inneren und äusseren Verhältnisse dieser Organe, über die bestimmtere Angaben sich nur machen lassen, wenn man ihre Entwickelung genau beobachtet.

Der jetzt allgemein gewordenen, von Turpin und De Candolle zuerst vertretenen Anschauung, dass die Phyllokladien richtige Achsen-Organe seien, traten Nees v. Esenbeck und Koch mit der Annahme entgegen, dass man es mit verbreiterten, mit ihrem ersten Blatte verwachsenen Zweigen zu thun habe, die noch ein Stützblatt der Blüte und Brakteen, in deren Ach-

seln sich die Blüten entwickeln, hervorbringen könnten.

Askenasy weist sehr richtig darauf hin, dass man, um die Anschauung Nees v. Esenbecks und Kochs für die flachen Zweige ohne Blüte und ohne Spur einer Verkümmerung derselben, wie es z. B. bei Danae racemosa immer der Fall ist, durchführen zu können, entweder eine Verkümmerung derjenigen Achse, zu welcher das für einen flachen Stengel angesehene Glied als Blatt gehörte, annehmen müsste, die unmittelbar am Grunde erfolgt wäre, oder man müsste die ebenfalls sehr künstliche Ansicht supponieren, dass Blatt und Achse vollständig verwachsen seien. Nur am Grunde des Phyllokladiums sind nun in der That die Gefässbündel bei Danae racemosa wie im Centralcylinder der Stengel und wie bei den Ruscus-Arten im ganzen unteren Teil der Phyllokladien zusammengeordnet, um darauf sofort sich in der ganzen Fläche des Phyllokladiums auszubreiten und dann wie in einem Blatte zu verlaufen. Wie ein Blatt haben auch die Phyllokladien von Danae auf der allerdings erst infolge einer Drehung nach unten gerichteten, ursprünglichen Oberseite weit mehr Spaltöffnungen als auf der nach oben gerichteten Seite. Diese beiden Punkte könnten für die erste von Askenasy angedeutete Möglichkeit sprechen, und man müsste dann diese blattartigen Gebilde für das einzige Blatt eines am Grunde schon verkümmerten Kurztriebes halten. Die Ausbildung dieser Verhältnisse könnte in ähnlicher Weise vor sich gegangen sein, wie der Ve-

getationspunkt an der Spitze von Phyllokladien tragenden Zweigen nach meinen Beobachtungen oft verkümmert. Diese Verkümmerung könnte wohl dafür sprechen, dass bei den sekundären Seitensprossen der Vegetationspunkt in ähnlicher Weise verkümmert sei, nachdem vorher ein Blatt angelegt sei, das sich später weiter entwickelt. Durchaus gegen diese Möglichkeit spricht aber die Entstehung und erste Entwickelung der Phyllokladien bei Danae. Die Phyllokladien werden in den Achseln eben entstandener Blatthöcker angelegt und erscheinen zunächst als oben abgerundete Erhebungen. Erst später, wenn das Phyllokladium mehr in die Länge gewachsen ist und das zuerst schneller wachsende Blatt an Länge beinahe erreicht hat, erscheint es oben etwas zugespitzt. Nebenorgane werden an diesen Seitensprossen nirgends angelegt. Bei der Annahme, man habe es hier mit einem Kurztriebe und dessen einzigem Blatte zu thun, müsste man sich das Blatt vor der Verkümmerung der Achse seitlich angelegt denken. Davon zeigt sich aber keine Spur. Die Blüten finden sich ausserdem am oberen Teil der Zweige in derselben Stellung zum Stengel wie weiter unten die Phyllokladien, so dass man auch deshalb letztere kaum für etwas anderes als Achsenorgane halten kann.

Mit neuen Erklärungen in dieser Richtung kamen später Duval-Jouve (1877) und van Tieghem (1884). Es ist schon erwähnt, dass sich nach meinen Untersuchungen die Angaben Duval-Jouves, dass bei Ruscus Hypoglossum oberhalb des Blütenbüschels die Medianrippe zu einem einzigen Strang reduciert sei,

und dass bei den sterilen Organen die Medianrippe einfach in ihrer ganzen Ausdehnung sei, weswegen sie als einfache Blätter aufzufassen seien, nicht bestätigt. Die fertilen Phyllokladien hält er für Vorblätter eines Zweiges, die mit diesem Zweige verwachsen sind; die Blätter, welche dem Blatte scheinbar aufsitzen, sollen dem blühenden angewachsenen Zweige angehören. Als Bestätigung für die Richtigkeit seiner Anschauung weist er darauf hin, dass sich bei dem grossen Deckblatt der Linden-Inflorescenz derselbe Gegensatz zwischen dem oberen und unteren Teil finde. Die Verhältnisse bei der Inflorescenz seien dieselben wie bei der von Ruscus.

Van Tieghem suchte die Deutungen Nees v. Esenbecks, Kochs und Duval-Jouves auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchung zu rechtfertigen. Zum Vergleich zieht er zunächst den Bau der Flachsprosse von Opuntia und Mühlenbeckia (Bündelkreis zu flacher Ellipse entwickelt, von gleichförmiger, normaler Rinde umhüllt) und den Bau der Phyllokladien von Epiphyllum, Phyllanthus sect. Xylophylla und Phyllocladus (centraler Bündel-Cylinder mit centralem Mark, rechts und links flügelartig entwickelter Rinde, welche als ein Produkt congenital verwachsener zweizeiliger Blätter an der centralen Achse anzusehen ist) heran. Querschnitte durch die fast cylindrische Basis der Ruscus-Phyllokladien zeigen einen Bündelkreis um ein spärliches Mark. Hier sei also die Struktur eines achselständigen Zweiges ausgeprägt. Oberhalb dieser Basis öffne sich der Bündel-Cylinder derart, dass sich die sämtlichen Bündel in die Ebene des Phyllokladiums

ausbreiten, um divergirend die ganze Lamina zu durchziehen. Während ihres ganzen Verlaufs zeigen die Bündel dabei gleiche Orientierung, das Phloëm nach oben, das Xylem nach unten. Das entspreche völlig dem Bau eines Blattes, dessen Dorsalseite nach oben, dessen Ventralseite nach unten gewandt sei. Das Blatt sei invers, es sei das adossierte, allein zur Entwickelung gelangte Vorblatt des Achselsprosses. Sei die Lamina fertil, so verlaufe in dem Parenchym längs der Mediane ein kleiner Centralcylinder, umgeben von sklerotischem Pericyklus. Seine Bündel seien mit ihrem Xylem gegen sein Centrum gerichtet und bilden zwei oder drei unregelmässige konzentrische Kreise. Dies sei der Centralcylinder der Achse, deren Vorblatt die Lamina selbst darstelle. Dieser Centralcylinder gebe an der Stelle, wo er in die florale Achse ausbiege, welche die Ebene des Vorblattes verlasse, aus seinem oberen Rande weiterhin durch das Vorblatt verlaufende Bündel ab; nach unten sende er einige Bündel in die schuppenförmige Braktee der Inflorescenz, welche letztere gewöhnlich auf der Ventralseite des Vorblattes erscheine. Komme nun eine zweite Inflorescenz an dem Vorblatte zur Entwickelung, so erscheine sie höher inseriert auf der Dorsalseite des Vorblattes. Sie bilde das zweite Glied eines Sympodiums, etwa eines Fächels, dessen Verzweigungsebene die Medianebene des Sprosses sei zu welcher das grosse Vorblatt transversal gerichtet sei. Bei Semele bilde der mit dem Vorblatte congenital verwachsene Achselspross gleich an der Basis eine Bifurkation in der Ebene des Vorblattes; die Blüten-

gruppen erscheinen daher rechts und links am Rande des Vorblattes. Bei Danae, bei der die Pseudophyllokladien immer steril seien, stimme der Bau mit dem der Ruscus-Phyllokladien überein, so dass ohne Zweifel in allen Fällen (Ruscus, Semele und Danae) die besprochenen Organe wirkliche Blätter seien, welche man ohne Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse für Kautome gehalten habe.

Den Ausführungen Duval-Jouves trat zuerst Cauvet[1] entgegen. Er führt an, bei den Monocotyledonen mit zweizeiligen Blättern stehe das Vorblatt gewöhnlich auf der Rückseite des Axillarzweiges. Es könne aber die Braktee, welche vom Phyllokladium getragen werde, verschieden gestellt sein. Bei Ruscus Hypophyllum stehe die Braktee über dem Tragblatt (superposée) und das Phyllokladium müsse als Vorblatt der secundären Achse betrachtet werden. Bei Ruscus Hypoglossum sei sie dagegen dem Mutterblatte gegenüber (auf der hinteren Seite des Phyllokladiums) gestellt und müsse selbst als Vorblatt des Phyllokladiumzweiges betrachtet werden. Bei Ruscus aculeatus endlich stehe sie bald über dem Mutterblatte, bald an der anderen Seite des Zweiges. Es müsse also das Blatt, welches nach Duval-Jouves Ansicht das Phyllokladium abschliessen solle, bald ein Vorblatt sein, bald ein Blatt von einer zweiten Generation. Man könne auch für das blattlose Phyllokladium, welches die Zweige von Ruscus aculeatus abschliesse, keine andere Auffassung haben, als dass es

[1]) Note sur la communication de M. Duval-Jouve. Bulletin de la société botanique de France. Tome 24. 1877. p. 161—163.

ein Zweig sei. Bei den Monocotyledonen sei zwar die normale Stellung des Vorblattes an der dem Mutterblatte abgewandten Seite des Zweiges, aber es gebe eine Anzahl Ausnahmefälle, wo Vorblätter senkrecht über Mutterblättern stehen: bei Anomochlea marantoidea, Uvularia grandiflora, Asphodelus grandiflorus und vielleicht Oncidium altissimum. Die Phyllokladien von Ruscus seien dann Zweige, die man mit den Dornzweigen von Prunus spinosa oder den Blütenstielen von Asparagus vergleichen könne.

Was die Stellung der Blüten auf der dorsalen oder ventralen Seite des Phyllokladiums anbetrifft, so will ich hier bemerken, dass nach den von einander abweichenden Angaben, die man darüber findet, und nach den Verhältnissen, wie ich sie bei den von mir untersuchten Exemplaren vorfand, die Ruscus-Arten in dieser Beziehung sehr zu variiren scheinen. Bei Ruscus aculeatus, von dem angegeben wird, dass sich bei ihm die Blüten gewöhnlich auf der Oberseite, mitunter auf der Unterseite der Phyllokladien befinden, fand ich sie immer auf der Oberseite, bei Ruscus Hypoglossum dagegen, bei dem nach den meisten Angaben die Blüten auf der Unterseite der Phyllokladien stehen, fand ich sie bald auf der Oberseite, bald auf der Unterseite. Es dürfen daher diese Blütenstellungs-Verhältnisse wohl kaum zu Aufklärungs-Versuchen über die Natur der Phyllokladien herangezogen werden.

Dutailly[1] verteidigt sehr richtig von entwickelungs-

[1]) Sur la signification des cladodes du Ruscus aculeatus Bulletin mensuel de la société Linnéenne de Paris. Séance de 6 Mars 1878. p. 153—160.

geschichtlicher Seite gegen Duval-Jouve die alte Meinung, dass die Phyllokladien blattähnliche Zweige seien. Seine Angaben stimmen im Grossen und Ganzen mit dem überein, was ich bei meinen Untersuchungen fand. Er hat seine Untersuchungen bei Ruscus aculeatus angestellt. Wenn man im Februar oder März die noch unter der Erde verborgenen Knospen untersuche, finde man, dass die niedersten Phyllokladien, welche alle steril seien, sich in der Achsel eines Blattes unter der Form von einem niedrigen, von vorne nach hinten zusammengedrückten Höcker bilden. Von einem anderen Höcker, an welchem das Phyllokladium entstehen sollte, wenn es das Vorblatt eines Zweiges wäre, finde sich keine Spur, und das Phyllokladium bleibe somit ein Zweig; denn ein Blatt könne nicht in der Achsel eines anderen Blattes entstehen. Die fertilen Phyllokladien entstehen von Anfang an wie die sterilen, später sehe man einen anderen Körper sich auf der Oberfläche des Phyllokladiums erheben, die Braktee, welche das Tragblatt der Inflorescenz sei, und in deren Achsel diese nachher sich entwickeln.

Nach meinen Untersuchungen giebt sich deutlich zu erkennen, dass an den Phyllokladien der beiden Ruscus-Arten zuerst das Stützblatt der Blüte als seitlicher Höcker angelegt wird und dann die Blüte selbst. Bei der möglichen Annahme, der untere Teil des Phyllokladiums bis zum Stützblatt der Blüte sei ein geflügelter Zweig, der obere Teil ein Blatt dieses mit einer Blüte abschliessenden Zweiges, welches mit dem Zweige zu einem einheitlich aussehenden Gebilde ver-

wachsen sei, müsste dieses Blatt zu bestimmter Zeit gegenüber der Anlage des Stützblattes der Blüte seitlich von dem mittleren Vegetationspunkt des Zweiges angelegt werden. Das trifft aber nicht zu, sondern immer wird als seitlicher Höcker zuerst das Stützblatt der Blüte und gleich darauf in dessen Achsel, also seitlich vom Zweig, die Blüte angelegt. Von der Anlage eines anderen Nebenorgans an dem Zweige ist nirgends eine Spur. Bei der Anlage tritt uns das Phyllokladium bei Danae racemosa und Ruscus aculeatus genau so entgegen, wie der Seitenzweig, an dem es sich befindet, in dem betreffenden Stadium, wie ein normaler Seitenspross, als ein einheitliches Organ, und hier wie bei der ganzen weiteren Entwickelung bestätigt sich die alte, von Dutailly verteidigte Anschauung gegenüber den gesuchten Theorien van Tieghems und Duval-Jouves.

Es sei hier auf die merkwürdige Erscheinung hingewiesen, dass bei einzelnen der Phyllokladien tragenden Pflanzen ausnahmsweise Bildungen auftreten können, die auf Verhältnisse hinweisen, wie sie bei einer anderen Art regelmässig sind. Bei Ruscus Hypoglossum fand ich mitunter Blüten am Rande des Phyllokladiums in kleinen Einbuchtungen stehend, wie es ähnlich bei Semele androgyna in der Regel vorkommt. Wie in den natürlichen Pflanzen-Familien von Engler und Prantl angegeben wird, kommt es ausnahmsweise bei Semele androgyna vor, dass die Blüten auf der Oberfläche der Phyllokladien stehen. Die Blütenstellungsverhältnisse, die bei diesen beiden Pflanzen bei normaler

Entwickelung sehr von einander abweichen, sind also hier in Ausnahmefällen gleiche. Bei Danae racemosa findet sich ausnahmsweise ein Spitzen-Phyllokladium, wie es bei den Ruscus-Arten regelmässig auftritt. Ähnlich wie es bei Danae racemosa sehr oft vorkommt, fand ich bei Ruscus aculeatus einen Zweig, der abschloss mit einem Phyllokladium aus der Achsel eines Blattes, bei dem wohl in ähnlicher Weise, wie ich es für Danae feststellen konnte, der Vegetationspunkt verkümmert war. Auf Verhältnisse blattartig verbreiterter Achsen-Organe bei Dicotyledonen, (Papilionaceen, Polygonaceen etc.) die im System den Asparagoideen sehr ferne stehen, deuten der geflügelte Stiel eines Zweiges und der weit an der Hauptachse herablaufende Flügel eines dreikantig geflügelten Spitzen-Phyllokladiums hin, wie ich es bei Ruscus aculeatus fand. Auch das häufige Auftreten der Blüten auf der Unterseite der Phyllokladien bei den Ruscus-Arten, die darin sehr variiren, mag hier nochmals erwähnt sein.

Nach obigen Beschreibungen entstehen die Phyllokladien aus im Überfluss normal angelegten Seitensprossen bei äusserst gedrängten und engen Verhältnissen. Sehr häufig treten bei diesen Pflanzen Variationen auf und es kommen bei der einen ausnahmsweise Verhältnisse vor, die bei der anderen regelmässig sind. Berücksichtigt man noch den Umstand, dass die Umbildung von Zweigen zu blattartigen Gliedern hier wohl für die Assimilation oder Transpiration oder Speicherung von Reserve- und Nährstoffen, oder zu Schutzorganen, oder aus einem anderen äusseren

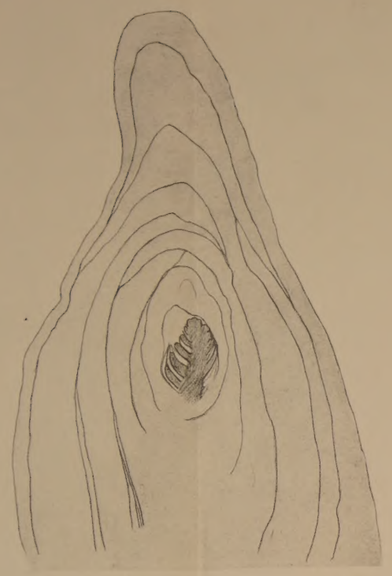
Grunde nicht gefordert werden kann, so liegt die Annahme nahe, dass ursprünglich in Folge von Druckverhältnissen solche Gebilde entstanden sind: So könnten bei den beschriebenen Asparagoideen normal angelegte Seitenverzweigungen ihr Spitzenwachstum durch Zellvermehrung eingestellt haben, dafür, wie es der Raum zwischen den Blättern zuliess, abgeflachte Gestalt angenommen haben. In dieser Gestalt, die sie nach solcher Auffassung gezwungen bald nach ihrer Anlage angenommen haben, sind sie dann weitergewachsen und haben die ihnen gleichgestalteten Blätter unter ihnen als die kräftiger angelegten Organe überholt und später die Funktion der Laubblätter übernommen, während die Blätter, nachdem auch andere Organe neben ihnen früh Blattgestalt angenommen haben, als überflüssig abgestorben sind. Die beschriebenen, oft auftretenden Anomalien an den unteren Phyllokladien von Ruscus Hypoglossum sind sicher die Folge von irgendwelchen Hemmungsverhältnissen dieser Art. Alle eigenartigen Verhältnisse der Phyllokladien tragenden Asparagoideen, die zu einem Phyllokladium sich ausbildende Spitze, die Stellungsverhältnisse der Blüten bei den verschiedenen Arten, liessen sich sehr wohl nach dieser Annahme erklären. Bemerken will ich jedoch, dass ich sehr weit davon entfernt bin zu glauben, dass so der sicher feststehende Grund für die Entstehung der Phyllokladien gefunden sei. Erst durch Beweise auf experimentellem Wege, die schwer zu erbringen sein dürften, würde Sicheres in dieser Beziehung festzustellen sein. Schwer zu durchschauende Vererbungsverhältnisse dürften ausser-

dem hier eine Rolle gespielt haben. Vielleicht auch ist irgend ein unbekannter äusserer Grund vorhanden, dessentwegen Vorkehrungen getroffen werden, nach denen Phyllokladien entstehen müssen. In dieser Beziehung Zweck und Ursache bestimmt festzustellen ist ohne Weiteres nicht möglich.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut zu Rostock ausgeführt.

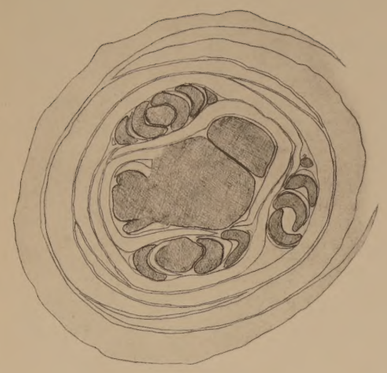
Es sei mir gestattet meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Falkenberg auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das mir entgegengebrachte Wohlwollen und für die freundliche Unterstützung, welche er mir während meiner Arbeit zu teil werden liess.

Figur 1.
Längsschnitt durch einen Haupt-Spross von Danae racemosa.
Vergr. 10.



Figur 2.
Längsschnitt durch einen Seitenspross von Danae racemosa.
Vergr. 10.

Figur 3.
Tangentialer Längsschnitt durch einen Spross von Danae racemosa.
Vergr. 10.

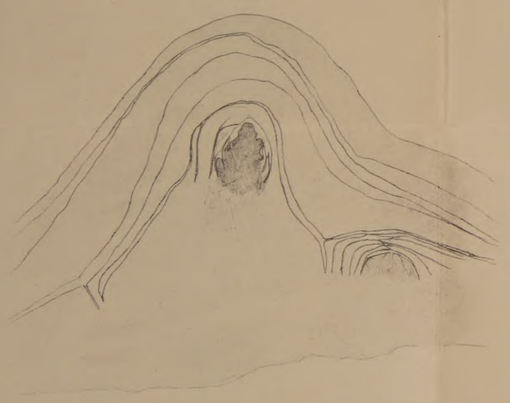


Figur 4.
Querschnitt durch einen Spross von Danae racemosa.
Vergr. 16.

Figur 5.
Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges von Danae racemosa.
Vergr. 48.

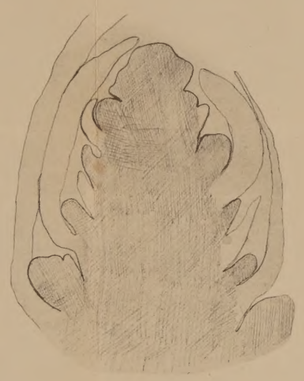
Figur 6.
Spitzen-Phyllokladium eines Zweiges von Danae racemosa.
$^2/_3$ natürlicher Grösse.

Figur 7.
Anomalie bei einem Spitzen-Phyllokladium von Ruscus aculeatus.
$^2/_3$ natürlicher Grösse.



Figur 8.
Längsschnitt durch einen Spross von Ruscus aculeatus.
Vergr. 16.

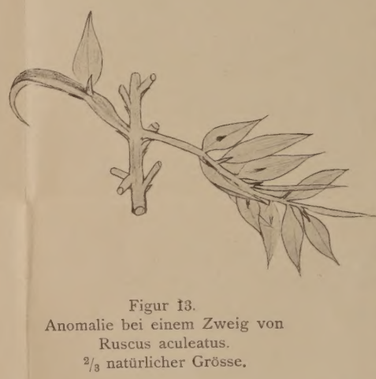
Figur 9.
Längsschnitt durch einen Haupt-Spross von Ruscus aculeatus.
Vergr. 10.



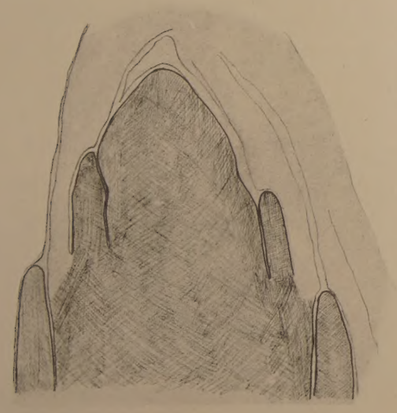
Figur 10.
Längsschnitt durch den Zweig eines Sprosses von Ruscus aculeatus.
Vergr. 48.

Figur 11.
Längsschnitt durch den Zweig eines Sprosses von Ruscus aculeatus.
Vergr. 48.

Figur 12.
Längsschnitt durch einen Spross von Ruscus aculeatus.
Vergr. 10.

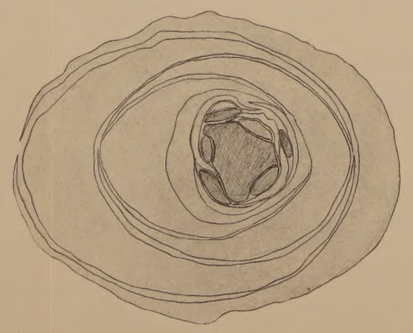


Figur 13.
Anomalie bei einem Zweig von Ruscus aculeatus.
$^2/_3$ natürlicher Grösse.



Figur 14.
Längsschnitt durch einen Spross von Ruscus Hypoglossum. (Das Spitzen-Phyllokladium der Fläche nach getroffen.)
Vergr. 48.

Figur 15.
Längsschnitt durch einen Spross von Ruscus Hypoglossum
Vergr. 10.



Figur 16.
Querschnitt durch einen Spross von Ruscus Hypoglossum
Vergr. 10.

Figur 17.
Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses von Ruscus Hypoglossum.
Vergr. 10.

Figur 18 — 20.
Anomalien bei den unteren Phyllokladien von Ruscus Hypoglossum.
$^2/_3$ natürlicher Grösse.

Bei den Zeichnungen der Längs- und Querschnitte sind die Achsenorgane (auch die Phyllokladien) dunkler gehalten als die Blattorgane.